

中华通草蛉自然越冬成虫在两种光周期下 滞育解除过程中的生理生化变化

陈珍珍¹, 赵楠¹, 印象初¹, 张帆², 许永玉^{1,*}

(1. 山东农业大学植物保护学院, 山东泰安 271018; 2. 北京市农林科学院植物保护环境保护研究所, 北京 100089)

摘要: 光周期在昆虫滞育中起重要作用, 而昆虫光敏感性差异导致了光在昆虫滞育解除过程中作用机制的多样性。为明确光周期在中华通草蛉 *Chrysoperla sinica* (Tjeder) 滞育解除过程中的调控机制, 本研究测定了长光周期 (15L:9D) 和短光周期 (9L:15D) 条件下, 中华通草蛉自然越冬种群成虫在滞育解除过程中的干重、含水量、过冷却点 (supercooling point, SCP)、结冰点 (freezing point, FP) 及蛋白质和糖原含量变化。结果表明: 雌成虫干重在长光照下处理 30 d 低于短光照下, 其他处理时间的干重均高于短光照下, 但处理间差异不显著 ($P > 0.05$); 雄成虫在长光照下处理 5 d 的干重高于短光照下, 其余处理时间的干重均低于短光照下, 其中处理 30 d 时差异显著 ($P < 0.05$)。雌、雄成虫含水量总体呈上升趋势, 长光照下上升显著 ($P < 0.05$), 短光照下上升不显著 ($P > 0.05$)。雌、雄成虫的 SCP、FP 在短光照下处理不同时间均无显著性差异 ($P > 0.05$), 而长光照下表现出先降后升的趋势且处理间差异显著 ($P < 0.05$)。成虫蛋白含量在短光照条件下雌虫处理 10 d 以及雌虫处理 15 d 均显著低于长光照 ($P < 0.05$), 其他处理之间没有显著性差异。短光照处理成虫体内糖原含量均高于长光照, 且有显著性差异 ($P < 0.05$)。多因素方差分析表明, 不同光周期对中华通草蛉成虫滞育解除过程中的 SCP、FP、糖原变化均有显著性影响 ($P < 0.05$), 而对干重、含水量及蛋白质含量影响不显著; 性别只对成虫 FP 与糖原有显著影响 ($P < 0.05$); 处理时间对干重、含水量、SCP、FP、蛋白及糖原含量均有显著影响 ($P < 0.01$)。3 种因素的交互作用对 SCP、FP、蛋白及糖原含量均有显著影响, 对干重及含水量影响不显著。初产卵成虫体内物质含量变化测定发现, 长光照 (处理 10 d) 下雌、雄成虫体内蛋白和糖原含量极显著低于短光照 (处理 25 d) 下 ($P < 0.01$), 雄成虫体内含水量显著高于短光照下 ($P < 0.05$)。结果说明, 中华通草蛉自然越冬成虫在长、短两种光周期下均逐渐解除滞育, 但在滞育解除过程中呈现出不同的生理生化变化。

关键词: 中华通草蛉; 越冬成虫; 光周期; 滞育解除; 过冷却点; 结冰点; 蛋白质; 糖原; 含水量; 体重

中图分类号: Q966 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296 (2013)02-0120-11

Physiological and biochemical changes in naturally overwintering adults of *Chrysoperla sinica* (Neuroptera: Chrysopidae) during diapause termination under two different photoperiods

CHEN Zhen-Zhen¹, ZHAO Nan¹, YIN Xiang-Chu¹, ZHANG Fan², XU Yong-Yu^{1,*} (1. College of Plant Protection, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China; 2. Institute of Plant and Environment Protection, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Science, Beijing 100097, China)

Abstract: In order to clarify the effects of photoperiod on diapause termination and reproductive development of *Chrysoperla sinica* (Tjeder), the dry weight, supercooling point (SCP), freezing point (FP), and the water, protein and glycogen contents in overwintering adults of *C. sinica* were investigated under the long (15L:9D) and short (9L:15D) photoperiods in the laboratory conditions. The results showed that the dry weight of female adults under the long photoperiod was higher than that under the short photoperiod, contrary to male adults. The water contents of the female and male adults showed an upward tendency under both photoperiods and increased significantly under the long photoperiod ($P < 0.05$). SCP and FP of the female and male adults had no significant differences among the treatments under the short photoperiod, but decreased first and then increased significantly under the long photoperiod ($P < 0.05$). The protein contents of the female adults treated for 15 d and the male adults

基金项目: 国家重点基础研究发展规划 (“973”计划) 项目 (2013CB127605); 国家公益性行业 (农业) 科研专项 (201303024)

作者简介: 陈珍珍, 女, 1987 年生, 山东德州人, 博士研究生, 研究方向为昆虫生理生态, E-mail: chenzhennan143@sohu.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: xuyy@sdaa.edu.cn

收稿日期 Received: 2012-10-03; 接受日期 Accepted: 2013-01-17

treated for 10 d under the short photoperiod were significantly lower than those under the long photoperiod ($P < 0.01$). The glycogen contents of the male and female adults under the long photoperiod were significantly lower than those under short photoperiod ($P < 0.01$). The univariate analysis showed that the photoperiod had significant effects on SCP, FP and glycogen content of adults during the termination of diapause, however, no significant effects on the dry weight, and water and protein contents. The treatment time had significant effects on the dry weight, SCP, FP, and the water, protein and glycogen contents ($P < 0.01$). The sex only affected significantly the FP and the glycogen content ($P < 0.05$). The interaction of the three factors had significant effects on SCP, FP, and the protein and glycogen contents. The analysis of biochemical compounds in the newly ovipositing adults under different photoperiods showed that the protein and glycogen contents in female and male adults under the long photoperiod were significantly lower than those under the short photoperiod ($P < 0.01$), while the water content in male adults was significantly higher than that in female adults ($P < 0.01$). The results suggest that the overwintering green lacewing could terminate diapause under both long and short photoperiods, with different physiological and biochemical responses during diapause termination.

Key words: *Chrysoperla sinica*; overwintering adult; photoperiod; diapause termination; supercooling point; freezing point; protein; glycogen; water content; body weight

自然界中, 光周期的变化最为规律, 大多数高等动植物(包括昆虫)已经进化到利用这种精确的无声信息来安排它们的各种季节活动以及控制新陈代谢方面的各种适应性转变(Wilde, 1962; Tauber *et al.*, 1986; Danks, 1987, 1994; Nelson *et al.*, 2010)。光在影响昆虫生长发育过程中表现出一定的数量效应和质量效应(Zaslavski, 1988), 许多滞育成虫表现出对光的数量反应特征(Tauber and Tauber, 1973)。不同种类的昆虫在滞育过程中对光周期的反应不同, 有些种类在滞育诱导完成后即失去对光周期的敏感性, 如金眼草蛉 *Chrysopa oculata* (Tauber *et al.*, 1986); 有些种类在滞育过程中逐渐失去对光周期的敏感性, 如欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* (McLeod and Stanley, 1963) 和普通草蛉 *Chrysopa carnea* (Tauber and Tauber, 1973); 还有些种类在整个滞育过程中一直保持着对光周期的敏感性, 如豆缘蝽 *Riptortus clavatus* (Numata and Hidaka, 1982) 和红斑翅蝗 *Oedipoda miniata* (Pener and Broza, 1971)。这种光敏感性的不同导致了昆虫在滞育解除过程中对光反应的差异。

目前对于滞育解除机制的了解仍不完全, 许多昆虫滞育的解除需要严格的外界条件。实验室条件下, 果蝇 *Chymomyza costata* 幼虫滞育的解除只能在低温下进行(Kostal *et al.*, 2000); 而家蝇 *Musca domestica* Vicina(刘流等, 2006), 东亚小花蝽 *Orius saunteri*(于毅和严毓骅, 1998) 经历高温后, 滞育才能逐渐打破; 高温及长光照则可提高草地螟 *Loxostege sticticalis* 滞育幼虫化蛹率(黄少虹等,

2009); 菊小筒天牛 *Phytoecia rufiventris* 幼虫短光照处理才能解除夏季滞育而进入蛹期(Shintani, 2011)。在自然条件下, 很难将影响滞育解除的因子进行区分, 但特定条件和刺激无疑会参与自然条件下昆虫滞育的解除(Košťál, 2006)。多种昆虫滞育解除目前缺乏明显的标志, 因而导致了另一种观点的产生, 即滞育的结束与昆虫直接发育的缓慢恢复有关(Mansingh, 1971; Košťál, 2006)。

滞育是一个由光控制并且同时受温度调节的遗传性行为(Philogène, 2008)。光周期是多种昆虫滞育诱导的主要因素, 而温度只是起着辅助作用。有的昆虫滞育解除完全由光周期决定, 如泉蝇茧蜂 *Biosteves* sp., 而其寄主双色泉蝇 *Pegomyia bicolor* 越冬蛹和越冬蛹滞育的解除主要是由温度起作用, 光周期基本不起作用(李爱青和薛芳森, 2002)。大多数昆虫滞育解除过程中均需要光、温共同作用, 温度作为滞育诱导的调节因子, 低温能够促进短光照的滞育诱导, 高温则利于滞育解除(Kotaki, 1998)。滞育诱导光周期下处理一段时间滞育昆虫开始出现滞育解除现象并不罕见, 如Kotaki(1998)对小珀椿象 *Plautia stali* 滞育成虫的研究发现, 在20℃和短光周期下处理的滞育成虫会出现体色变化及产卵现象, 10~15℃处理下成虫也会有体色变化但不会产卵。中华通草蛉在短光照条件下处理也出现相似现象。

中华通草蛉 *Chrysoperla sinica* (Tjeder), 属于脉翅目, 草蛉科, 通草蛉属, 为多化性昆虫, 在自然界以兼性滞育越冬, 诱导和解除滞育所需条件比较

温和, 滞育解除过程中需要一定的光、温刺激和相应的食物条件。周伟儒和陈红印(1985)、鄧伦山等(2004)、郭海波等(2006)先后对其滞育成虫的越冬能力进行了初步研究。许永玉等(2002, 2004)明确了光周期和温度是诱导该虫滞育的主要因子, 提出成虫体色黄褐色并出现滞育斑是该虫滞育的主要标志, 体色恢复并开始产卵则标志着滞育的解除。室内观察发现成虫体色恢复与产卵现象几乎同时出现, 推测在滞育解除表征出现之前成虫的生殖发育就已经恢复。为了明确光在成虫滞育解除过程中的作用及在滞育过程中体内生长发育的动态变化, 本实验研究了中华通草蛉自然越冬种群在正常繁殖的长光周期(15L:9D)和诱导滞育的短光周期(9L:15D)条件下滞育解除过程中干重、含水量、过冷却点(supercooling point, SCP)、结冰点(freezing point, FP)及蛋白质、糖原含量变化, 为更深入了解中华通草蛉成虫的滞育发育机制奠定基础。

1 材料与方法

1.1 供试虫源及处理

中华通草蛉越冬成虫于2011年10月采于校园内一串红 *Salvia splendens* Ker-Gawler 及槐树 *Sophora japonica* L. 上。采集的成虫置于罐头瓶(11 cm × 9 cm)中, 并用纱布封口于室外人工棚内自然越冬。成虫饲喂啤酒酵母干粉饲料[将啤酒酵母干粉和食糖按 10:8 (m/m)的比例混合, 用研钵研细后过 60 目筛即成]和 10% 蜂蜜水。于 12 月 23 日, 从室外人工棚种群中随机挑取体色和个体大小基本一致的中华通草蛉滞育成虫雌、雄各 500 头, 分别置于 20℃ 长光照(15L:9D)和短光照(9L:15D)的光照培养箱(LRH-150-G, 广东省医疗器械厂)饲养。在处理第 0, 5, 10, 15, 20, 25 和 30 天分别测量成虫干重、SCP、FP、蛋白质和糖原含量。

1.2 SCP、FP 及干重、含水量测定

采用热电偶方法进行测定, 仪器主要由低温恒温槽(DCW-3506 型, 宁波市海曙天恒仪器厂)和数据采集器(Temp 32 型, 中国农业科学院农业气象研究所)组成。测定时将热敏电阻的测温探头固定在虫体胸腹交界处, 然后置于低温槽内, 槽内以 1℃/min 的速率降温。虫体的温度变化经数据采集器采集后输入计算机, 自动记录测试数据, 并绘出温度变化曲线图。虫体温度随着环境温度以 1℃/min 的非线性速率降温, 读出成虫 SCP 和 FP 值。

每处理取雌、雄成虫各 30 头进行测定。

将雌、雄成虫在电子天平上称量单头鲜重(FW), 然后置于 60℃ 恒温培养箱中烘至恒重, 称量单头虫体干重(DW)并计算含水量。成虫体重由万分之一电子天平(A200S 型, SARTORIUS AG Götting)获得。含水量 = (FW - DW) / FW。

1.3 体内蛋白质与糖原含量的测定

每处理取 10 头成虫准确称量后按质量体积比 1:100 加生理盐水于匀浆器中进行研磨, 得到组织匀浆。取 1 mL 组织匀浆进行虫体糖原与蛋白质的分离, 方法参照宋南等(2008)。考马斯亮蓝法测定虫体内的蛋白质含量, 所用仪器为 Beckman U-650 分光光度计(595 nm), 1 cm 光径测吸光度。蒽酮比色法测糖含量, 所用仪器为 Beckman U-650 分光光度计(625 nm), 1 cm 光径测吸光度。

1.4 数据统计与处理

利用统计软件 SPSS16.0 for Windows 对各实验内容所得数据进行统计分析, 获得平均值及标准误。对不同处理时间的差异进行单因素方差分析和 Duncan 氏多重比较($P < 0.05$), 不同光周期期间的比较为 t 检验, 光周期、性别及处理时间的交互作用用多因素方差分析。

2 结果与分析

2.1 两种光周期下成虫滞育解除过程中的干重变化

长、短光照处理对成虫滞育解除过程中体重有明显影响(表 1)。雌成虫在两种光周期下处理相同时间, 成虫的干重在长光照下基本高于短光照下, 但差异不显著($P > 0.05$); 雄成虫干重在长光照下低于短光照下, 除在短光照下处理 30 d 时的干重显著高于长光照($t = -2.469$, $df = 14$, $P = 0.027$)外, 其余处理时间均没有显著差异($P > 0.05$)。雌成虫在处理 10 d 达到一个较低点后在处理 20 d 达到一个较高点, 但两者之间差异不显著($P > 0.05$)。雄成虫干重随时间延长呈下降趋势, 但在处理 10 d 时达到一个高峰值。不同性别和处理时间对中华通草蛉滞育解除过程中干重变化均有显著影响(性别: $F_{(1, 228)} = 37.18$, $P < 0.001$; 处理时间 $F_{(6, 228)} = 13.70$, $P < 0.001$), 光周期对滞育解除中干重变化无显著影响($F_{(1, 228)} = 0.410$, $P = 0.523$)。光周期与性别及处理时间的交互作用对干重变化无显著影响(光周期 * 性别: $F_{(1, 228)} =$

2.454, $P = 0.119$; 光周期 * 处理时间: $F_{(6, 228)} = 1.132$, $P = 0.344$; 光周期 * 性别 * 处理时间: $F_{(6, 228)} = 0.410$, $P = 0.872$), 而性别与处理时间的交互作用对干重影响显著 ($F_{(1, 228)} = 5.594$, $P < 0.001$)。

表 1 两种光周期下中华通草蛉成虫滞育解除过程中的干重 (mg) 变化
Table 1 Changes of dry weight (mg) of *Chrysoperla sinica* adults under two different photoperiods during diapause termination at 20°C

处理时间 (d) Treatment time	雌 Female		雄 Male	
	L	S	L	S
0	4.40 ± 0.24 a	4.40 ± 0.24 a	4.67 ± 0.32 a	4.67 ± 0.32 a
5	4.26 ± 0.27 a	4.00 ± 0.21 ab	3.33 ± 0.14 b	2.86 ± 0.19 b
10	3.69 ± 0.26 ab	3.45 ± 0.24 b	3.48 ± 0.26 b	3.78 ± 0.19 ab
15	4.26 ± 0.36 a	4.01 ± 0.21 ab	2.71 ± 0.25 b	3.34 ± 0.25 b
20	4.46 ± 0.17 a	4.23 ± 0.29 a	3.04 ± 0.25 b	3.14 ± 0.20 b
25	3.81 ± 0.39 ab	3.66 ± 0.22 ab	2.95 ± 0.23 b	3.16 ± 0.50 b
30	3.34 ± 0.27 b	3.80 ± 0.12 ab	2.36 ± 0.12 b	3.23 ± 0.33 b*

L: 长光照 Long photoperiod (15L:9D); S: 短光照 Short photoperiod (9L:15D). 表中数据为平均值 ± 标准误。Data in the table are means ± SE. *: 同性别长光照与短光照两处理间 t 检验差异显著 ($P < 0.05$) Significant difference between adults of the same sex under long photoperiod and short photoperiod at the 0.05 level; **: 同性别长光照与短光照两处理间 t 检验差异极显著 ($P < 0.01$) Extremely significant difference between adults of the same sex under long photoperiod and short photoperiod at the 0.01 level. 同列数据后不同字母表示同种处理不同天数间差异显著 (单因素方差分析和 Duncan 氏多重比较, $P < 0.05$)。Different letters following the data within a column indicate significant differences among different treatment time at the 0.05 level detected by One-ANOVA/Duncan. 下表同 The same for the following tables.

2.2 两种光周期下成虫滞育解除过程中含水量的变化

两种光周期对雌、雄成虫含水量变化的影响见表 2。随处理时间延长, 含水量总体呈上升趋势, 且处理 15 d 之前短光照下含水量高于长光照, 而处理 15 d 之后短光照下含水量低于长光照。长光照处理 10 d 雌、雄成虫含水量均显著低于短光照 (雌: $t = -2.364$, $df = 14$, $P < 0.05$; 雄: $t = -2.374$, $df = 8.115$, $P = 0.045$)。长光照处理 20, 25 和 30 d 雌成虫含水量均显著高于短光照 (20 d: $t = 5.140$, $df = 14$, $P < 0.001$; 25 d: $t = 3.219$, $df = 14$, $P = 0.006$; 30 d: $t = 2.450$, $df = 14$, $P = 0.029$), 而雄成虫处理 30 d 才表现出显著性差异 ($t = 3.185$, $df = 14$, $P = 0.007$)。雌、雄成虫不同处理时间分析表明, 长光照下含水量上升与对照差异显著 ($P < 0.05$), 短光照下差异不显著 ($P > 0.05$)。光周期和性别对中华通草蛉成虫滞育解除过程中含水量变化均无显著影响, 但处理不同时间对其含水量影响显著 (光周期: $F_{(1, 228)} = 0.06$, $P = 0.938$; 性别: $F_{(1, 228)} = 0.649$, $P = 0.421$; 处理时间: $F_{(6, 228)} = 9.129$, $P < 0.001$)。交互作用显示,

光周期与处理时间对含水量的影响显著, 但光周期与性别及 3 种因素的交互作用对含水量影响不显著 (光周期 * 性别: $F_{(1, 228)} = 1.88$, $P = 0.172$; 光周期 * 处理时间: $F_{(6, 228)} = 3.975$, $P < 0.001$; 光周期 * 性别 * 处理时间: $F_{(6, 228)} = 0.701$, $P = 0.649$)。

2.3 两种光周期下中华通草蛉成虫滞育解除过程中 SCP 和 FP 的变化

两种光周期对雌、雄成虫 SCP 变化的影响见表 3。短光照处理成虫 SCP 低于长光照, 处理 25 d 差异显著 (雌: $t = 4.416$, $df = 14$, $P < 0.001$; 雄: $t = 8.645$, $df = 14$, $P < 0.001$)。短光照下不同处理时间雌、雄成虫 SCP 与对照均无显著差异, 长光照下处理 25 d 成虫 SCP 最高, 显著高于对照 ($P < 0.05$)。光周期与处理时间对中华通草蛉滞育解除过程中 SCP 变化均有显著影响 (光周期: $F_{(1, 228)} = 12.259$, $P < 0.001$; 处理时间: $F_{(6, 228)} = 4.189$, $P < 0.001$), 而性别对 SCP 无显著影响 ($F_{(1, 228)} = 2.144$, $P = 0.145$)。交互作用显示只有光周期与处理时间交互对 SCP 影响差异显著 ($F_{(6, 228)} = 5.601$, $P < 0.001$)。

表2 两种光周期下中华通草蛉成虫滞育解除过程中的含水量(%)变化

Table 2 Changes of water content (%) in *Chrysoperla sinica* adults under two different photoperiods during diapause termination at 20°C

处理时间(d) Treatment time	雌 Female		雄 Male	
	L	S	L	S
0	56.52 ± 2.12 c	56.52 ± 2.12 a	51.94 ± 3.62 bc	51.94 ± 3.62 b
5	56.38 ± 2.12 c	57.50 ± 2.02 a	57.42 ± 1.29 abc	65.29 ± 1.48 a**
10	55.88 ± 2.10 c	61.94 ± 1.47 a*	45.35 ± 5.54 c	59.02 ± 1.57 ab*
15	57.69 ± 1.58 bc	59.78 ± 1.59 a	60.79 ± 2.04 ab	58.19 ± 2.87 ab
20	64.51 ± 1.01 abc	57.13 ± 1.02 a**	62.87 ± 1.50 ab	61.20 ± 0.20 ab
25	66.19 ± 1.17 ab	60.70 ± 1.24 a**	63.26 ± 2.52 ab	61.74 ± 0.68 ab
30	66.60 ± 1.74 a	61.13 ± 1.41 a*	66.87 ± 1.46 a	61.30 ± 1.40 ab**

表3 两种光周期下中华通草蛉成虫滞育解除过程中的 SCP(°C)变化

Table 3 Changes of SCP (°C) of *Chrysoperla sinica* adults under two different photoperiods during diapause termination at 20°C

处理时间(d) Treatment time	雌 Female		雄 Male	
	L	S	L	S
0	-11.15 ± 0.61 b	-11.15 ± 0.61 a	-11.91 ± 0.74 a	-11.91 ± 0.74 a
5	-12.04 ± 0.60 ab	-12.46 ± 1.23 a	-13.84 ± 0.69 a	-13.52 ± 0.98 a
10	-13.16 ± 0.84 ab	-14.34 ± 0.75 a	-13.61 ± 1.14 a	-13.12 ± 1.25 a
15	-14.21 ± 0.51 a	-13.39 ± 1.52 a	-13.11 ± 1.15a	-13.85 ± 0.90 a
20	-11.74 ± 0.84 b	-13.55 ± 1.12 a	-12.80 ± 0.49 a	-13.61 ± 0.61 a
25	-8.70 ± 0.50 c	-13.86 ± 1.06 a**	-8.41 ± 0.50 b	-15.29 ± 0.62 a**
30	-12.54 ± 1.01 ab	-11.60 ± 0.86 a	-11.76 ± 1.26 a	-14.14 ± 0.96 a

两种光周期对雌、雄成虫 FP 变化的影响见表 4。雌成虫在处理 20 和 25 d 以及雄成虫在处理 25 和 30 d 时短光照条件下 FP 均显著低于长光照(雌 20 d: $t = 2.806$, $df = 10.521$, $P = 0.018$; 雌 25 d: $t = 2.819$, $df = 14$, $P = 0.014$; 雄 25 d: $t = 4.504$, $df = 11.602$, $P < 0.001$; 雄 30 d: $t = 2.489$, $df = 14$, $P = 0.026$)。短光照下雌、雄成虫 FP 不同处理时间与对照无显著性差异,长光照在处理 25 d 时达到最大值,且显著高于对照($P < 0.05$)。光周期、性别与处理时间对 FP 均有显著性影响,交互作用显示只有光周期与性别交互对 FP 影响不显著(光周期: $F_{(1, 228)} = 7.068$, $P = 0.008$; 性别: $F_{(1, 228)} = 17.785$, $P < 0.001$; 处理时间: $F_{(6, 228)} = 4.350$, $P < 0.001$; 光周期 * 性别: $F_{(1, 228)} = 0.161$, $P = 0.689$; 光周期 * 处理时间: $F_{(6, 228)} = 3.474$, $P = 0.003$; 光周期 * 性别 * 处理时间: $F_{(6, 228)} = 10.487$, $P = 0.04$)。

2.4 两种光周期下成虫滞育解除过程中蛋白质含量的变化

两种光周期对雌、雄成虫蛋白质含量变化的影响如表 5。两种光周期下蛋白含量无显著差异,只有雄虫在处理 10 d 以及雌虫在处理 15 d 时短光照下蛋白含量显著低于长光照(雄: $t = -5.309$, $df = 4.601$, $P = 0.004$; 雌: $t = -5.320$, $df = 5.553$, $P = 0.002$)。两种光周期下雌、雄成虫蛋白含量在处理 5 d 时最小且显著低于对照($P < 0.05$),然后逐渐上升,20 d 时达到最高,且均显著高于对照($P < 0.05$)。光周期、处理时间对滞育解除过程中蛋白质含量变化均有显著性影响,性别对蛋白质含量变化影响不显著,3 种因素的交互作用对蛋白含量变化均有影响(光周期: $F_{(1, 72)} = 16.258$, $P < 0.001$; 性别: $F_{(1, 72)} = 2.149$, $P = 0.147$; 处理时间: $F_{(5, 72)} = 376.77$, $P < 0.001$; 光周期 * 性别: $F_{(1, 72)} = 5.54$, $P < 0.001$; 光周期 * 处理时间:

$F_{(5, 72)} = 5.785, P < 0.001$; 光周期 * 性别 * 处理时间: $F_{(5, 72)} = 2.824, P = 0.022$)。

表 4 两种光周期下中华通草蛉成虫滞育解除过程中的 FP(℃)变化
Table 4 Changes of FP (℃) of *Chrysoperla sinica* adults under two different photoperiods during diapause termination at 20℃

处理时间(d) Treatment time	雌 Female		雄 Male	
	L	S	L	S
0	-6.95 ± 0.34 abc	-6.95 ± 0.34 a	-8.41 ± 0.61 ab	-8.41 ± 0.61 ab
5	-7.68 ± 0.61 ab	-8.42 ± 1.39 a	-8.68 ± 0.52 ab	-7.45 ± 0.74 b
10	-8.21 ± 0.99 ab	-7.61 ± 0.58 a	-10.42 ± 1.03 a	-8.81 ± 1.13 ab
15	-8.36 ± 0.55 a	-8.51 ± 1.01 a	-8.02 ± 0.84 abc	-10.16 ± 0.59 a
20	-5.68 ± 0.49 cd	-8.65 ± 0.94 a *	-8.86 ± 0.67 ab	-8.09 ± 0.50 ab
25	-4.34 ± 0.41 d	-7.50 ± 1.04 a *	-5.95 ± 0.64 c	-9.34 ± 0.39 ab **
30	-6.46 ± 0.78 bc	-5.99 ± 0.66 a	-6.32 ± 0.87 bc	-8.81 ± 0.51 ab *

表 5 两种光周期下中华通草蛉成虫滞育解除过程中的蛋白质含量(mg/mL)变化
Table 5 Changes of protein content (mg/mL) in *Chrysoperla sinica* adults under two different photoperiods during diapause termination at 20℃

处理时间(d) Treatment time	雌 Female		雄 Male	
	L	S	L	S
0	2.15 ± 0.48 b	2.15 ± 0.48 c	2.54 ± 0.10 c	2.54 ± 0.10 c
5	1.37 ± 0.16 c	1.36 ± 0.11 d	1.43 ± 0.17 d	1.47 ± 0.27 d
10	2.39 ± 0.21 b	2.10 ± 0.22 c	2.41 ± 0.78 c	1.53 ± 0.14 d **
15	3.40 ± 0.54 a	3.04 ± 0.04 b **	3.21 ± 0.04 b	3.07 ± 0.77 b
20	3.60 ± 0.92 a	3.78 ± 0.03 a	3.89 ± 0.45 a	3.57 ± 0.13 a
25	3.52 ± 0.58 a	3.61 ± 0.53 a	3.84 ± 0.13 a	3.65 ± 0.84 a

2.5 两种光周期下中华通草蛉成虫滞育解除过程中糖原含量的变化

两种光周期对雌雄成虫糖原含量变化的影响如表 6。短光照处理成虫其体内糖原含量均高于长光照。不同光周期条件下雌、雄成虫糖原含量先下降,至处理 10 d 达到最低且均显著低于对照($P < 0.05$),不同光周期处理间也有显著性差异(雌: $t = 4.240, df = 2.511, P = 0.034$; 雄: $t = 6.685, df = 3.958, P = 0.003$)。长光照下处理 15 d 的雌、雄成虫糖原含量急剧上升但低于对照且与对照无显著性差异($P > 0.05$),随后缓慢下降。短光照处理 15 d 雌、雄成虫体内糖原含量急剧升高并显著高于对照($P < 0.05$),且短光照雌、雄成虫体内糖原含量均极显著高于长光照(雌: $t = 26.041, df = 3.717, P < 0.001$; 雄: $t = 8.748, df = 3.780, P < 0.001$)。光周期、性别、处理时间及其交互作用对中华通草蛉滞育解除中糖原含量变化均有显著影响

(光周期: $F_{(1, 59)} = 168.82, df = 1, P < 0.001$; 性别: $F_{(1, 59)} = 6.008, P = 0.017$; 处理时间: $F_{(5, 59)} = 126.13, P < 0.001$; 光周期 * 性别: $F_{(1, 59)} = 6.782, P = 0.012$; 光周期 * 处理时间: $F_{(5, 59)} = 5.80, P < 0.001$; 光周期 * 性别 * 处理时间: $F_{(5, 59)} = 9.174, P < 0.001$)。

2.6 两种光周期下中华通草蛉初产卵时成虫体内物质含量的变化

研究发现,中华通草蛉自然越冬成虫在长光照下处理 10 d 时开始产卵,在短光照下处理 25 d 时开始产卵。两种光周期下初产卵时成虫体内物质含量变化如图 1。长、短光照下,雌、雄成虫干重均低于长光照下,但差异不显著(雌: $t = 0.073, df = 13.613, P = 0.943$; 雄: $t = 0.985, df = 12.269, P = 0.344$);雌成虫含水量差异不显著($t = -1.98, df = 11.359, P = 0.072$),雄成虫含水量差异显著($t = -3.193, df = 13, P = 0.007$);雌、雄成虫蛋白

质含量差异极显著(雌: $t = -5.68$, $df = 6$, $P < 0.001$; 雄: $t = -10.76$, $df = 6$, $P < 0.001$); 雌、雄成虫糖原含量差异显著(雌: $t = -28.28$, $df = 4$, $P < 0.001$; 雄: $t = -19.36$, $df = 4$, $P < 0.001$)。

表 6 两种光周期下中华通草蛉成虫滞育解除过程中的糖原含量 (mg/mL) 变化
Table 6 Changes of glycogen content (mg/mL) of *Chrysoperla sinica* adults under two different photoperiods during diapause termination at 20°C

处理时间(d) Treatment time	雌 Female		雄 Male	
	L	S	L	S
0	5.42 ± 0.02 a	5.42 ± 0.02 c	6.91 ± 0.64 a	6.91 ± 0.64 b
5	2.35 ± 0.21 d	2.36 ± 0.18 d	1.32 ± 0.15 c	3.94 ± 0.12 c**
10	1.05 ± 0.05 e	1.64 ± 0.13 d*	0.69 ± 0.03 c	1.02 ± 0.04 d**
15	4.69 ± 0.14 ab	10.92 ± 0.19 a**	5.00 ± 0.39 ab	9.34 ± 0.30 a**
20	4.41 ± 0.22 b	8.42 ± 0.17 b**	4.57 ± 0.64 b	7.36 ± 0.32 b**
25	3.29 ± 0.24 c	8.85 ± 0.27 b**	4.00 ± 0.43 b	3.91 ± 0.16 c

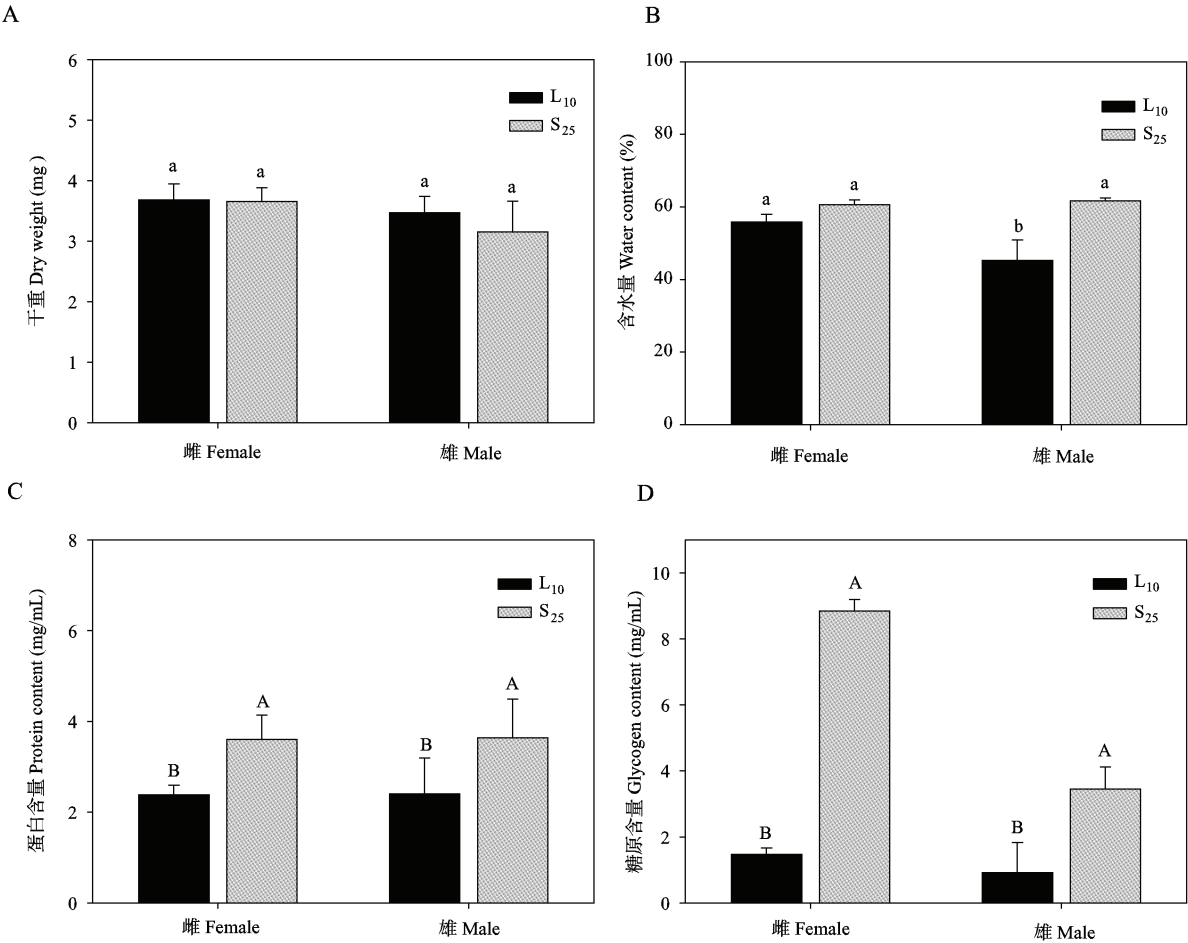


图 1 两种光周期下中华通草蛉初产卵成虫滞育解除过程中体内物质含量变化比较

Fig. 1 Comparative analysis of dry weight, water content, protein content and glycogen content in newly ovipositing *Chrysoperla sinica* adults under two different photoperiods during diapause termination at 20°C

A: 干重 Dry weight; B: 含水量 Water content; C: 蛋白质 Protein; D: 糖原 Glycogen. L₁₀: 长光照 15L:9D 处理 10 d Long photoperiod (15L:9D) treatment for 10 days; S₂₅: 短光照 9L:15D 处理 25 d Short photoperiod (9L:15D) treatment for 25 days. 柱上不同大小写字母分别表示同一处理雌雄之间在 0.01 和 0.05 水平上差异显著(t 检验)。Different capital and small letters above bars indicate significant difference between female and male adults under the same treatment at the 0.01 level and 0.05 level, respectively (t test).

3 讨论

3.1 光周期对中华通草蛉滞育解除过程中体重及体内物质含量的影响

体重是反映动物营养状态的一个重要指标,其稳定性依赖于能量摄入和能量消耗之间的平衡(张志强等, 2007)。光周期的改变对体重变化的影响在许多小型哺乳动物如白头鹎 *Pycnonotus sinensis* (倪小英等, 2011)、布氏田鼠 *Lasiopodomys brandtii* (Zhao and Wang, 2005) 等均有研究,而在昆虫上则没有报道。中华通草蛉为小型变温节肢动物,光周期对其自然越冬成虫干重的影响并不显著,可能是由于 20℃ 和两种光照条件下成虫均补充营养并启动发育程序所致。含水量变化直接影响昆虫的各种新陈代谢活动,含水量下降表明这一阶段新陈代谢水平较低,相反则证明代谢水平提高(王琳等, 2009)。本研究的结果可以看出部分短光照处理下的中华通草蛉成虫含水量显著低于长光照下,说明短光周期对成虫代谢有一定的抑制作用。为维持能量摄入与消耗的平衡,短光照可能会影响中华通草蛉成虫的取食和代谢。中华通草蛉在两种光周期下的滞育解除过程,都是启动生殖发育的过程,随着成虫生殖发育和补充营养的进行,蛋白含量逐渐上升,但不同光照对其含量的影响并不显著;然而长光照下成虫体内糖原含量低于短光照下,说明短光照能降低糖原分解速率。大量研究表明,光周期可以影响许多昆虫的生长发育速率(Kutcherov *et al.*, 2011),本实验中短光照下成虫产卵时间迟于长光照下也证明了这一点。初产卵成虫体内的物质含量比较发现(图 1),短光照下成虫干重稍低于长光照下,但含水量却高于长光照下且雄虫差异显著,这可能与短光照下成虫体内物质积累速度慢有关。两种光照下分别处理 10 d 和 25 d 的雌成虫蛋白含量均无显著性差异,但短光照下初产卵(25 d)成虫蛋白含量显著高于长光照(10 d)下,说明蛋白质含量是随时间逐渐积累的。短光照下初产卵成虫糖原含量显著高于长光照下说明短光照可能对糖原的分解有抑制作用。

3.2 中华通草蛉成虫滞育解除过程中物质的量变与质变

许多研究发现昆虫滞育期间糖类(Wipking *et al.*, 1995; 朱芬等, 2008; 易传辉等, 2009a; 丁惠梅和武三安, 2011)、蛋白质(成卫宁等, 2008; 易

传辉等, 2009b)、脂肪(Saunders, 2000; 易传辉等, 2009a, 2009c)等含量增加,自由水含量减少(Wipking *et al.*, 1995; Saunders, 2000; 易传辉等, 2009d; 王琳等, 2009),非滞育期间或滞育解除后则相反,部分学者认为可以利用昆虫体内化学物质含量变化作为区分昆虫滞育与滞育解除指标(高玉红等, 2006)。在中华通草蛉滞育解除过程中,水分含量一直呈上升趋势,且长光照相对短光照处理含水量上升较快,成虫最终出现产卵现象,证明滞育解除。这与已有的研究报道相一致(苏天运和苏天增, 1995)。成卫宁等(2008)通过对小麦吸浆虫 *Sitotiplosis mosellana* 滞育前后蛋白质含量的分析,发现幼虫滞育前后其体内蛋白含量均高于滞育期,并发现蛋白质作为昆虫体内的结构成分和生物功能大分子,其含量与昆虫滞育的诱导和解除密切相关。许多研究表明,糖类、糖原及多元醇小分子物质的合成与滞育状态密切相关(Lee *et al.*, 1987, Pullin and Bale, 1989),这类物质能为昆虫在遭遇极端环境条件时提供可靠保障(Pullin and Wolda, 1993; Ring and Danks, 1994)。多数昆虫在滞育诱导期积累糖原,而在滞育解除时转化为糖类和醇类(Storey and Storey, 1986; Rickards *et al.*, 1987)。中华通草蛉滞育解除过程中,蛋白质含量随处理时间延长,均呈上升趋势,且不同光周期之间无显著性差异。糖原含量则呈下降趋势,短光照条件下糖原含量则显著高于长光照。

本研究发现,初产卵时短光照下(处理 25 d)成虫含水量、蛋白质、糖原含量均高于长光照(处理 10 d)。长光照条件下,光温配合,滞育很快解除。短光照下,滞育成虫由零下低温转移到 20℃ 发育适温,滞育成虫开始恢复生殖系统发育。随着发育程度的加深,最终打破滞育,恢复产卵。高玉红等(2006)认为,化学物质作为昆虫机体的基本构造成分和新陈代谢的基质及能源物质,其含量变化过程是渐变的,以此为标准所得出的滞育发生、维持、解除则也是一个由量变到质变的过程。不同处理时间对物质含量影响显著,且在中华通草蛉滞育解除过程中,各物质含量变化呈现出一定的规律性。但由于不同光周期下其解除滞育时各物质含量不同,以某种物质含量的变化判定中华通草蛉解除滞育仍有难度。滞育解除的判定标准仅通过物质含量来衡量是不尽合理的,需要进一步研究证明。

3.3 中华通草蛉成虫滞育解除过程中的耐寒性

抗寒能力是昆虫的一种重要生理指标,昆虫能

否安全越冬,主要依赖于其抗寒能力,春季寒流也是造成成虫解除滞育后死亡率较高的主要原因。SCP 是衡量昆虫抗寒能力的一个重要指标,体内含水量的变化又与 SCP 变化息息相关。草地螟幼虫的过冷却点、冰点与含水量显著相关(李朝绪等, 2006);美国白蛾 *Hyphantria cunea* 雌、雄蛹 SCP 均与体内含水量呈较好的负相关关系(鞠珍等, 2009);二化螟越冬期幼虫自由水与 SCP 呈正相关(强承魁等, 2008);鄧伦山等(2004)研究也发现,中华通草蛉自然越冬成虫 SCP 与含水量之间存在着一定的相关性,成虫的过冷却点随着体内的自由水含量增加而升高。

郭海波等(2006)通过对中华通草蛉成虫耐寒性的季节性变化研究发现,雌、雄成虫在 12 月和 1 月的 SCP、FP 都显著低于 2 - 4 月,12 月份最低。本研究选用 12 月 23 日自然滞育越冬成虫,长光照处理成虫体内 SCP 会出现一系列的差异性变化,雌、雄成虫均在处理 25 d 达到最高值,且与对照差异显著。短光照处理成虫,SCP 差异不显著。中华通草蛉在滞育解除过程中,不同光照下成虫 SCP 和 FP 变化与含水量变化呈现出不同的变化趋势,表明成虫在解除滞育过程中的耐寒性变化是多个因素控制的,成虫滞育后发育至产卵,体内各种物质含量的变化也会影响其抗寒性变化。不同光周期在中华通草蛉滞育解除过程中对成虫耐寒性的影响有待进一步研究。

参考文献 (References)

- Belozero VN, 1982. Diapause and biological rhythms in ticks. In: Obenchain FD, Galun R eds. *Physiology of Ticks*. Pergamon Press, Oxford. 469 - 500.
- Cheng WN, Li YP, Li JJ, Li XL, Wu JX, Wang HL, 2008. Protein contents and electrophoresis patterns of the pre-diapause, diapause and post-diapause larvae in the wheat blossom midge, *Sitodiplosis mosellana* Gehin. *Acta Phytomorphologica Sinica*, 35(2): 155 - 159. [成卫宁, 李怡萍, 李建军, 李修炼, 仵均祥, 王洪亮, 2008. 小麦吸浆虫滞育前后和滞育期蛋白质含量及其电泳分析. 植物保护学报, 35(2): 155 - 159]
- Danks HV, 1987. *Insect Dormancy: An Ecological Perspective*. Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods), Monograph Series No. 1. 439 pp.
- Danks HV, 1994. *Insect life-cycle polymorphism: theory, evolution and ecological consequences for seasonality and diapause control*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 376 pp.
- Ding HM, Wu SA, 2011. Dynamic changes of sugars of peach fruit moth (*Carposina sasakii* Matsumura) during diapause phase. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 39(6): 535 - 538. [丁惠梅, 武三安, 2011. 桃小食心虫滞育期间糖类含量的变化. 山西农业科学, 39(6): 535 - 538]
- Gao YH, Guo XR, Luo MH, Wang DY, 2006. Contrastive study on the biochemistry characteristics of diapause and non-diapause pupae of oriental tobacco budworm, *Helicoverpa assulta*. *Journal of Henan Agricultural University*, 40(6): 627 - 629. [高玉红, 郭线茹, 罗梅浩, 王冬燕, 2006. 烟实夜蛾滞育蛹和非滞育蛹生化特性的比较研究. 河南农业大学学报, 40(6): 627 - 629]
- Guo HB, Xu YY, Xu HF, Ju Z, Li MG, 2006. Seasonal changes of cold hardiness of the green lacewing, *Chrysoperla sinica* (Tjeder) (Neuroptera: Chrysopidae). *Acta Ecologica Sinica*, 26(10): 3238 - 3244. [郭海波, 许永玉, 徐洪富, 鞠珍, 李明贵, 2006. 中华通草蛉成虫抗寒能力季节性变化. 生态学报, 26(10): 3238 - 3244]
- Huang SH, Jiang XF, Luo LZ, 2009. Effects of photoperiod and temperature on diapause induction in the beet webworm *Loxostege sticticalis* Linnaeus (Lepidoptera: Pyralidae). *Acta Entomologica Sinica*, 52(3): 274 - 280. [黄少虹, 江幸福, 罗礼智, 2009. 光周期和温度对草地螟滞育诱导的影响. 昆虫学报, 52(3): 274 - 280]
- Ju Z, Li MG, Diao ZE, Xu YY, 2009. Super-cooling ability and its relations to body's water and fat contents of overwintering *Hyphantria cunea* (Lepidoptera: Arcidae) pupae. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 20(11): 2763 - 2767. [鞠珍, 李明贵, 刁志娥, 许永玉, 2009. 美国白蛾越冬蛹的过冷却能力、体内水分及脂肪含量. 应用生态学报, 20(11): 2763 - 2767]
- Koštal V, 2006. Eco-physiological phases of insect diapause. *Journal of Insect Physiology*, 52: 113 - 127.
- Kostal V, Shimada K, Hayakawa Y, 2000. Induction and development of winter larval diapause in a drosophilid fly, *Chymomyza costata*. *Journal of Insect Physiology*, 46: 417 - 428.
- Kotaki T, 1998. Effects of low temperature on diapause termination and body colour change in adults of a stink bug, *Plautia stali*. *Physiological Entomology*, 23: 53 - 61.
- Kutcherov DA, Lopatina EB, Kipyatkov VE, 2011. Photoperiod modifies thermal reaction norms for growth and development in the red poplar leaf beetle *Chrysomela populi* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Insect Physiology*, 57: 892 - 898.
- Lee RE, Chen CP, Denlinger DL, 1987. A rapid cold-hardening process in insects. *Science*, 238: 1415 - 1417.
- Li AQ, Xue FS, 2002. The effects of temperature and photoperiod on diapause maintenance and termination in both *Pegomyia bicolor* and its parasitic braconid wasp (*Biostes sp.*). *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 24(4): 436 - 440. [李爱青, 薛芳森, 2002. 温度和光周期对双色泉蝇及其寄生蜂泉蝇茧蜂滞育维持和解除的影响. 江西农业大学学报(自然科学版), 24(4): 436 - 440]
- Li CX, Luo LZ, Pan XL, 2006. Cold-hardiness in the diapause and non-diapause larvae of meadow moth, *Loxostege sticticalis* L. *Plant Protection*, 32(2): 41 - 44. [李朝绪, 罗礼智, 潘贤丽, 2006. 草地螟滞育和非滞育幼虫抗寒能力的研究. 植物保护, 32(2): 41 - 44]

- Liu L, Wan QH, He LF, 2006. Effects of temperature and photoperiod on diapause of housefly larvae. *Acta Academiae Medicinae Zunyi*, 29 (1): 21–22. [刘流, 万启惠, 贺莉芳, 2006. 温度和光周期对家蝇幼虫滞育的影响. 遵义医学院学报, 29(1): 21–22]
- Mansingh A, 1971. Physiological classification of dormancies in insects. *Canadian Entomologist*, 103: 983–1009.
- McLeod DGR, Beck SD, 1963. The anatomy of the neuroendocrine complex of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*, and its relation to diapause. *Annals of the Entomological Society of America*, 56(6): 723–727.
- Nelson RJ, Denlinger DL, Somers DE, 2010. Photoperiodism. The Biological Calendar. Oxford University Press, Oxford. 581 pp.
- Ni XY, Lin L, Zhou FF, Wang XH, Liu JS, 2011. Effects of photoperiod on body mass, organ masses and energy metabolism in Chinese bulbul (*Pycnonotus sinensis*). *Acta Ecologica Sinica*, 31 (6): 1703–1713. [倪小英, 林琳, 周菲菲, 王小华, 柳劲松, 2011. 光周期对白头鹎体重、器官重量和能量代谢的影响. 生态学报, 31(6): 1703–1713]
- Numata H, Hidaka T, 1982. Photoperiodic control of adult diapause in the bean bug, *Riptortus clavatus* Thunberg (Heteroptera: Coreidae). Reversible induction and termination of diapause. *Applied Entomology and Zoology*, 17(4): 530–538.
- Pener MP, Broa M, 1971. The effects of implanted, active corpora allata on reproductive diapause in adult females of the grasshopper *Oedipoda miniata*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 14: 190–202.
- Philogène BJR, 2008. Diapause. In: Capinera JL ed. Encyclopedia of Entomology. 2nd ed. University of Ottawa, Canada. 1206–1210.
- Pullin AS, Bale JS, 1989. Influence of diapause and temperature on cryoprotectant synthesis and cold hardiness in pupae of *Pieris brassicae*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 94A: 499–503.
- Pullin AS, Wolda H, 1993. Glycerol and glucose accumulation during diapause in a tropical beetle. *Physiological Entomology*, 18: 75–78.
- Qiang CK, Du YZ, Yu LY, Cui YD, Lu MX, Zheng FS, 2008. Dynamic changes of cold-resistant substances of overwintering *Chilo suppressalis* (Walker) larvae. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 19(3): 599–605. [强承魁, 杜予州, 于玲雅, 崔亚东, 陆明星, 郑福山, 2008. 水稻二化螟越冬幼虫耐寒性物质的动态变化. 应用生态学报, 19(3): 599–605]
- Rickards J, Kelleher MJ, Storey KB, 1987. Strategies of freeze avoidance in larvae of the goldenrod gall moth, *Epiblema scudderiana*; winter profiles of a natural population. *Journal of Insect Physiology*, 33: 443–450.
- Ring RA, Danks HV, 1994. Desiccation and cryoprotection: overlapping adaptations. *CryoLetters*, 15: 181–190.
- Saunders DS, 2000. Larval diapause duration and fat metabolism in three geographical strains of the blow fly, *Calliphora vicina*. *Journal of Insect Physiology*, 46: 509–517.
- Shintani Y, 2011. Quantitative short-day photoperiodic response in larval development and its adaptive significance in an adult-overwintering cerambycid beetle, *Phytoecia rufiventris*. *Journal of Insect Physiology*, 57: 1053–1059.
- Song N, Luo MH, Liu P, Duan JW, 2008. Effects of honey feeding on carbohydrate, lipid and protein metabolism in *Campoplex chloridae*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 45(2): 204–210. [宋南, 罗梅浩, 刘鹏, 段继伟, 2008. 取食蜂蜜对棉铃虫齿唇姬蜂体内主要代谢物质的影响. 昆虫知识, 45(2): 204–210]
- Storey JM, Storey KB, 1986. Winter survival of the gallfly larva, *Eurosta solidaginis*: profiles of fuel reserves and cryoprotectants in a natural population. *Journal of Insect Physiology*, 32: 549–556.
- Su TY, Su TZ, 1995. Insect diapause biochemical mechanism research situation. *Sichuan Journal of Zoology*, 14(3): 113–116. [苏天运, 苏天增, 1995. 昆虫滞育生化机制研究概况(上). 四川动物, 14(3): 113–116]
- Tauber MJ, Tauber CA, 1973. Nutritional and photoperiodic control of the seasonal reproductive cycle in *Chrysopa mohave*. *Journal of Insect Physiology*, 19: 729–736.
- Tauber MJ, Tauber CA, Masaki S, 1986. Seasonal Adaptations of Insects. Oxford University Press, Oxford. 411 pp.
- Wang L, Yi CH, He QJ, 2009. Comparison of water contents among non-diapause pupae, diapause pupae and eclosion-adult from diapause pupae of *Papilio xuthus* L. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 30(2): 47–49. [王琳, 易传辉, 和秋菊, 2009. 柑橘凤蝶非滞育蛹、滞育蛹和滞育蛹羽化成虫水份含量变化比较. 四川林业科技, 30(2): 47–49]
- Wilde JD, 1962. Photoperiodism in insects and mites. *Annual Reviews in Entomology*, 7: 1–26.
- Wipking W, Viebahn M, Neumann D, 1994. Oxygen consumption, water, lipid and glycogen content of early and late diapause and non-diapause larvae of the burnet moth *Zygaena trypali*. *Physiological Entomology*, 41(1): 47–56.
- Xu YY, Hu C, Mu JY, Xu HF, Wang HG, 2002a. Relationship between adult diapause development and over-wintering coloration changes in *Chrysoperla sinica* (Neuroptera). *Acta Ecologica Sinica*, 22(8): 1275–1280. [许永玉, 胡萃, 牟吉元, 徐洪富, 王洪刚, 2002a. 中华通草蛉成虫越冬体色变化与滞育的关系. 生态学报, 22(8): 1275–1280]
- Xu YY, Mu JY, Hu C, Wang HG, 2004. Photoperiodic control of adult diapause in *Chrysoperla sinica* (Tjeder) (Neuroptera: Chrysopidae) – I. Critical photoperiod and sensitive stages of adult diapause induction. *Entomologia Sinica*, 11(3): 191–198
- Yi CH, Chen XM, Shi JY, Zhou CL, 2009a. Change of carbohydrate and fat contents in pupae of *Papilio xuthus* L. during diapause stage. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 22(4): 1142–1145. [易传辉, 陈晓鸣, 史军义, 周成理, 2009a. 柑橘凤蝶滞育期间糖类物质和脂肪含量变化. 西南农业学报, 22(4): 1142–1145]
- Yi CH, Chen XM, Shi JY, Zhou CL, 2009b. Comparison of protein content among non-diapause pupae, diapause pupae and eclosion-adult from diapause pupae of *Papilio memnon*. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 37(14): 6452–6453. [易传辉, 陈晓鸣, 史军义, 周成理, 2009b. 美凤蝶非滞育蛹与滞育蛹及其羽化成

- 虫蛋白质含量比较. 安徽农业科学, 37(14): 6452–6453]
- Yi CH, Chen XM, Shi JY, Zhou CL, 2009c. Change of fat contents in the non-diapause and over-winter adult of *Kallima inachus*. *Shandong Forestry Science and Technology*, 182(3): 65–66. [易传辉, 陈晓鸣, 史军义, 周成理, 2009c. 枯叶蛱蝶非滞育成虫和越冬成虫脂肪含量变化. 山东林业科技, 182(3): 65–66]
- Yi CH, Chen XM, Shi JY, Zhou CL, 2009d. Comparison of water contents between non-diapause and over-winter adult of *Kallima inachus*. *Shandong Forestry Science and Technology*, 181(2): 32–33. [易传辉, 陈晓鸣, 史军义, 周成理, 2009d. 枯叶蛱蝶非滞育成虫和越冬成虫水份含量比较. 山东林业科技, 181(2): 32–33]
- Yu Y, Yan YH, 1998. Influence of photoperiod and temperature on the diapause of *Orius sauteri* (Poppius). *Entomological Journal of East China*, 7(1): 65–70. [于毅, 严毓骅, 1998. 光周期和温度对东亚小花蝽滞育形成和解除的影响. 华东昆虫学报, 7(1): 65–70]
- Zaslavski VA, 1988. *Insect Development, Photoperiodic and Temperature Control*. Springer, Berlin, New York. 187 pp.
- Zhang ZQ, Zhang LN, Wang DH, 2007. Effects of reducing photoperiod and temperature on energy metabolism and body composition in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). *Acta Theriologica Sinica*, 27(1): 18–25. [张志强, 张丽娜, 王德华, 2007. 渐变的光周期和温度对布氏田鼠能量代谢和身体成分的影响. 兽类学报, 27(1): 18–25]
- Zhao ZJ, Wang DH, 2005. Short photoperiod enhances thermogenic capacity in Brandt's voles. *Physiology and Behavior*, 85: 143–149.
- Zhi LS, Xu YY, Xu HF, Song HM, 2004. Preliminary study on the overwintering ability of *Chrysoperla sinica* (Tjeder). *Natural Enemies of Insects*, 26(2): 76–80. [鄧伦山, 许永玉, 徐洪富, 宋洪梅, 2004. 中华通草蛉滞育成虫越冬能力的初步研究. 昆虫天敌, 26(2): 76–80]
- Zhou WR, Chen HY, 1985. Effect of per-diapause feeding on the winter mortality of *Chrysoperla sinica*. *Chinese Journal of Biological Control*, 1(2): 11–14. [周伟儒, 陈红印, 1985. 中华草蛉成虫越冬前取食对越冬死亡率的影响. 生物防治通报, 1(2): 11–14]
- Zhu F, Li H, Wang Y, Wang XP, Zhou XM, Huang W, Lei CL, 2008. Change of trehalose, glycogen and polyol contents of the diapausing larvae of *Mylabris phalerata* (Pallas) (Coleoptera: Meloidae) at different diapausing stages. *Acta Entomologica Sinica*, 51(1): 9–13. [朱芬, 李红, 王永, 王小平, 周兴苗, 黄文, 雷朝亮, 2008. 大斑芜菁滞育幼虫在滞育不同阶段体内糖类和醇类含量的变化. 昆虫学报, 51(1): 9–13]

(责任编辑: 赵利辉)